

Ascidies littorales de Guadeloupe

VIII. Questions de systématique évolutive posées par les Didemnidae

par Françoise MONNIOT

Résumé. — De nouvelles récoltes en Guadeloupe ont permis de décrire quatre espèces nouvelles et une nouvelle forme de Didemnidae. La systématique de cette famille est rendue difficile par la proche parenté de certaines espèces, une variabilité intraspécifique, l'absence de valeur phylogénique de certains genres comme *Polysyncraton*. La présence d'algues symbiotes complique encore les problèmes posés. Les caractères anatomiques des zoïdes et des larves sont envisagés en fonction de leur utilisation possible en systématique évolutive.

Abstract. — New collectings in Guadeloupe give us the opportunity to describe four new species and one new form of Didemnidae. Systematics in this family is difficult because of the close relationship of some species, intraspecific variability and the absence of phylogenetic value in some genera such as *Polysyncraton*. The presence of symbiotic algae complicates the question. The anatomical characters of zooids and larvae are considered because of their possible significance in evolutionary systematics.

F. MONNIOT, *Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue Buffon, 75005 Paris.*

Dans une première publication à propos des ascidies de Guadeloupe (F. MONNIOT, 1983), dix-neuf espèces de Didemnidae ont été décrites. Une carte indique l'emplacement des stations de collecte en plongée. Deux autres séjours aux Antilles (avril et août 1983, programme Cordet B 47, 1982) ont permis de retrouver les espèces déjà décrites, d'élargir leur répartition et d'y ajouter d'autres formes dont quatre espèces nouvelles. L'inventaire des Didemnidae de Guadeloupe n'est pas complet, plusieurs milieux n'ont pas été explorés, et certaines colonies n'étaient pas en nombre ou en état suffisant pour permettre une identification et une description correcte.

Les Antilles montrent dès à présent une grande richesse de Didemnidae, contrairement à ce qui était admis jusque-là. Les habitats littoraux diversifiés (récifs, herbiers, mangroves, cayes, îlets, ports, etc.) abritent des formes appartenant à tous les grands genres avec une bonne diversité spécifique. Certaines espèces ne posent pas de problèmes taxonomiques ; d'autres, qui vivent en abondance dans une même station, appartiennent à des espèces distinctes mais très difficilement reconnaissables, parce qu'elles ne diffèrent que par des caractères anatomiques discrets. Ces espèces ne montrent pas de spécialisations particulières pour le groupe, qu'il s'agisse de l'organisation des colonies, de leur mode de croissance, de leur régime alimentaire ou de leur reproduction.

Plusieurs facteurs interviennent dans les difficultés rencontrées dans la classification des Didemnidac :

- les élevages sont rarement possibles : ces animaux ne survivent pas suffisamment bien en aquarium pour envisager des croisements ou une expérimentation ;
- de nombreuses espèces hébergent des algues symbiotes, diversifiées et mal connues ;
- la faible diversité des caractères et leur variabilité rendent délicate l'attribution d'un type d'organe à une espèce, voire à un genre ; les relations phylogénétiques des genres sont difficiles à établir ;
- il existe des espèces jumelles ;
- certains genres couramment employés, comme *Polysyncraton*, n'ont qu'une justification pratique et non systématique.

Ces différents points seront développés après la description des espèces.

I. DESCRIPTION DES ESPÈCES

Les descriptions des Didemnidac de la note I (Monniot F., 1983), dont la liste suit, ne sont pas reprises ici : *Trididemnum cyanophorum* Lafargue et Duclaux, 1979 ; *T. hians* Monniot, 1983 ; *T. orbiculatum* (Van Name, 1902) ; *Leptoclinides latus* Monniot, 1983 ; *L. torosus* Monniot, 1983 ; *Didemnum conchyliatum* (Sluiter, 1898) ; *D. cineraceum* (Sluiter, 1898) ; *D. duplicatum* Monniot, 1983 ; *D. halimeda* Monniot, 1983 ; *D. inauratum* Monniot, 1983 ; *D. ligulum* Monniot, 1983 ; *D. perlucidum* Monniot, 1983 ; *D. psammathodes* (Sluiter, 1895) ; *Lissoclinum abdominale* Monniot, 1983 ; *L. fragile* (Van Name, 1902) ; *L. perforatum* (Giard, 1872) ; *L. verrilli* (Van Name, 1902) ; *Diplosoma listerianum* (Milne-Edwards, 1841) ; *D. glandulosum* Monniot, 1983.

La répartition de ces espèces et des autres ascidies de Guadeloupe fera l'objet d'une publication ultérieure.

***Trididemnum savignyi* (Herdman, 1886)**

STATION : Baille argent sud, 8 m.

Une seule colonie a été récoltée en avril. Épaisse, elle avait une couleur brune, une surface lisse et translucide. La partie superficielle de la tunique ne contient pas de spicules, mais on retrouve ceux-ci, de grosse taille, en couche dense, au niveau des thorax des zoïdes. Ils sont plus clairsemés dans les couches profondes de la tunique. La tunique est molle mais très résistante ; elle contient d'abondantes cellules pigmentaires brunes. Les zoïdes possèdent aussi un pigment foncé sur le thorax.

Le pédoncule œsophago-rectal est très long et porte un appendice fixateur très long également, inséré à sa base.

Les larves sont incubées dans la partie profonde de la tunique ; elles sont très grosses (jusqu'à 2 mm pour le tronc). Elles ont huit à dix papilles épidermiques de chaque côté des ventouses, l'ozoïde porte trois et jusqu'à quatre bourgeons.

L'espèce ne semble pas très commune en Guadeloupe, mais il est possible aussi qu'elle ait un développement saisonnier.

***Trididemnum palmae* n. sp.**

(Fig. 1 C, D, E, F ; pl. I A)

STATIONS : Ilet Pigeon, 20 m ; Bouillante, 12 m ; Vieux Fort, 18-20 m.

TYPE : MNHN A2 TRI 32.

Les colonies se présentent en croûtes relativement minces (5 mm d'épaisseur au maximum) et dures, formant une sorte de palmure entre les branches des massifs de coraux « *Porites* ». Ces palmures se situent à une dizaine de centimètres environ au-dessous de l'extrémité libre des branches digitiformes du corail. L'extension de ces croûtes peut atteindre une quinzaine de centimètres, les dimensions exactes étant difficiles à préciser car les colonies moulent les branches de corail et dépendent essentiellement de la forme du support. La couleur est variable du blanc au vert olive ou au brun-vert, selon la répartition des algues symbiotes ; elle est marbrée. On ne distingue pas les canaux cloacaux en surface. La partie superficielle des colonies est très lisse, formée d'une sorte de cuticule mince, sans spicules. Cette partie peut être facilement arrachée. Immédiatement sous cette couche résistante mais parfaitement translucide, se situe une couche de tunique envahie d'algues unicellulaires symbiotes qui contiennent de plus en plus de spicules calcaires (pl. I A) vers l'intérieur de la colonie et de moins en moins d'algues. Les zoïdes ne se distinguent en surface que par le pointillé régulier mais très discret que forment les siphons buccaux. Les cloaques communs ne sont pas visibles.

En dehors de la pellicule transparente de surface, la colonie ne peut se délaminer, les zoïdes sont totalement inclus dans la masse de la tunique et les canaux cloacaux sont très fins. Les zoïdes, extrêmement petits, sont perpendiculaires à la surface de la colonie. La partie inférieure des colonies ne contient pas de zoïdes. Les larves se développent dans l'épaisseur de la tunique et il n'est pas possible de les repérer sans dissection.

Les zoïdes ont un siphon buccal étroit, assez court et bordé de six lobes arrondis peu individualisés (fig. 1 C). Les tentacules coronaux sont de deux ordres. Le siphon cloacal forme un tube très court, plus court que le siphon buccal et souvent plus large. Il forme un angle qui varie de 90° à 120° avec celui-ci (fig. 1 C). La branchie compte sept ou au plus huit stigmates par demi-rang en son milieu. Les organes thoraciques latéraux sont circulaires et situés au-dessus du deuxième rang de stigmates au milieu du thorax (fig. 1 C). Je n'ai pas vu d'appendice fixateur, sauf sur deux zoïdes, parmi des centaines, provenant de plusieurs colonies : l'un avait un appendice fixateur microscopique situé juste sous l'endostyle, l'autre un très petit appendice également mais contre l'abdomen. Le pédoncule œsophago-rectal est entouré des cellules épithéliales saillantes qui sont normalement développées sur l'appendice fixateur.

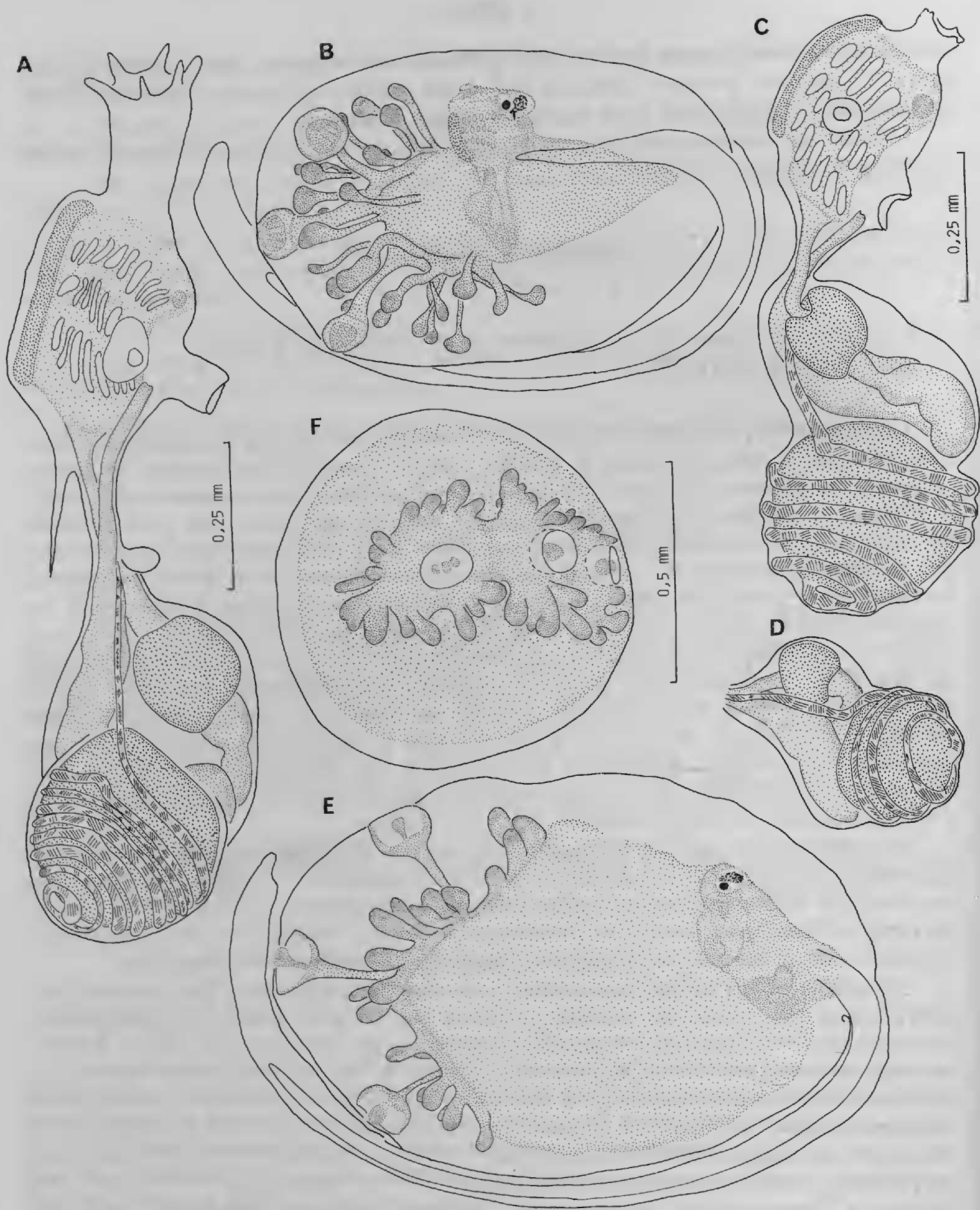


FIG. 1. — *Trididemnum solidum* (Van Name, 1902) ; A, zoïde ; B, larve. *Trididemnum palmae* n. sp. ; C, zoïde ; D, abdomen d'un autre zoïde ; E, larve en vue latérale ; F, larve en vue frontale.

L'abdomen est plus volumineux que le thorax (fig. 1 C). La boucle digestive est large, repliée sur elle-même ; les gonades sont donc situées sous les zoïdes. L'estomac est arrondi, petit, très antérieur (fig. 1 C, D). Le post-estomac conique, court, est prolongé par un intestin antérieur un peu renflé, tubulaire ; l'intestin moyen forme une ampoule ; l'intestin postérieur isodiamétrique est mince. Ces différentes parties ne sont pas toujours nettement individualisées.

Le testicule unique, sphérique, est nettement saillant dans l'abdomen (fig. 1 C, D). Il est entouré de quatre à cinq spirales du spermiducte, peu serrées, dont le premier tour est toujours lâche et le dernier plus épais et courbé à angle droit en quittant le testicule. Le spermiducte est enroulé dans le sens contraire des aiguilles d'une montre. L'ovaire est peu ou pas développé. Les animaux doivent être hermaphrodites successifs, car les colonies récoltées en août contiennent à la fois des testicules bien développés et des têtards. La glande pylorique est répartie en deux massifs symétriques de chaque côté du post-estomac.

Les larves (fig. 1 E, F) sont de taille très variable selon leur état de maturité ; elles mesurent en moyenne 1,5 mm. Elles contiennent une grande abondance d'algues symbiotes réparties en deux massifs, un de chaque côté du corps. Au cours du développement, la masse des organes reste localisée très postérieurement près de l'insertion de la queue, dans la partie centrale du tronc, entre les deux massifs d'algues vertes. Les papilles adhésives sont alignées et entourées de chaque côté du corps par une rangée de papilles épidermiques. En vue frontale les papilles forment des sortes de corolles autour des ventouses (fig. 1 F). Il y a un ocelle et un otolithe. Au-dessus de la région nerveuse et sensorielle, la tunique est parfaitement translucide et les tissus ne contiennent pas d'algues symbiotes.

Au moment de l'émission des larves, le tronc subit une contraction antéro-postérieure rapprochant la masse viscérale des papilles de fixation ; les deux masses contenant des algues symbiotes deviennent saillantes et plus individualisées et restent externes par rapport au thorax et à l'abdomen embryonnaires.

REMARQUES : Cette nouvelle espèce présente à première vue une grande ressemblance avec *Trididemnum solidum* par l'extension des colonies, leur consistance et leur couleur, mais elle ne vit pas dans le même milieu. *T. solidum* encroûte des coraux plus massifs, des éponges, des algues calcaires, mais pas les *Porites*. Les différences morphologiques des zoïdes sont nombreuses (fig. 1) : elles portent sur la taille, la longueur du siphon buccal et la forme de ses lobes, la longueur du siphon cloacal, la présence constante d'un appendice fixateur, le tube digestif en boucle non tordue, le nombre de tours du spermiducte plus élevé, l'organisation des papilles des têtards et la taille de la larve.

***Trididemnum solidum* (Van Name, 1902)**

(Fig. 1 A, B ; pl. I B)

STATIONS : Grande Anse, 8 m ; Baille argent, 8 m ; Sainte-Anne (VACELET coll.) ; Pointe du Carénage, 5 m.

Le type de l'espèce conservé au Peabody Museum de l'Université de Yale a été revu. Il s'agit d'une colonie de petite taille ne contenant pas de larves. Les zoïdes sont assez mal conservés mais correspondent bien à ceux des colonies vertes de Guadeloupe, et aux

colonies de Curaçao qui ont servi aux études biologiques de BAK, VAN DUYL et SYBESMA (1981) et dont ils nous ont envoyé quelques échantillons. *Trididemnum solidum* diffère de *T. palmae* par la taille des zoïdes, la longueur des siphons, la présence d'un appendice fixateur, un pédoneule œsophago-rectal plus long, la boucle intestinale à simple courbure, le nombre de tours du spermiducte plus élevé (6 à 9) et une organisation différente des papilles du têtard. Ces caractères étant figurés (fig. 1 A, B), nous n'en refaisons pas la description détaillée.

Par contre, aucun de ces caractères ne peut différencier *T. solidum* de *T. cyanophorum* Lafargue et Duclaux, 1979. Pourtant, la couleur des colonies n'est pas la même à l'état vivant puisque *T. solidum* est d'un vert olive plus ou moins intense et plus ou moins marbré de blanc ou de brun ; la disposition des zoïdes est régulière et uniforme dans les colonies de *T. solidum* et l'on n'observe pas d'anneaux blancs autour des orifices buccaux comme chez *T. cyanophorum* ; *T. solidum* a en moyenne une proportion plus grande de spicules réguliers à rayons plus longs (pl. I B) que *T. cyanophorum* qui avait, au moins au centre des colonies, des rayons plus fibreux et plus irréguliers (pl. I D). Dans les deux cas, les deux formes de spicules existent et elles sont d'ailleurs très proches l'une de l'autre (pl. I B, D, voir LAFARGUE et DUCLAUX, 1979, fig. 3).

Il y a donc ici un problème systématique. On pourrait considérer que *T. solidum* et *T. cyanophorum* ne forment qu'une seule espèce puisque aucun caractère anatomique ne peut les séparer ni chez les adultes, ni chez les larves. (*T. solidum* aurait priorité.) Les formes vertes et les formes violacées à points blancs ne seraient dues qu'à des algues symbiotes différentes pour des populations allopatriques d'une même espèce. Ces algues symbiotes provenant de stations différentes peuvent provoquer par leur métabolisme légèrement différent des réactions de l'hôte au niveau de la tunique. Cela pourrait donc facilement expliquer de légères différences des spicules ou de positionnement des zoïdes les uns par rapport aux autres au moment du bourgeonnement. Il faut signaler aussi que des larves de *T. solidum*, comme celles de *T. cyanophorum*, portent des algues rouges.

Malgré ces arguments, il semble préférable de garder provisoirement les deux espèces, plutôt que deux formes d'une seule, pour les raisons suivantes :

1. Le nombre de caractères sur lesquels est fondée la classification des Didemnidae et du genre *Trididemnum* est très réduit. Il s'agit le plus souvent de caractères variables, du rapport de taille des organes ou du développement plus ou moins grand d'un organe par rapport à un autre. *T. cyanophorum* par son aspect externe se distingue sans difficultés en plongée. Il n'a été récolté que dans une station alors que *T. solidum* ne semble pas présent à cet endroit. D'autres récoltes aux Antilles pourront permettre de préciser si les deux formes ne cohabitent jamais et si *T. cyanophorum* peut être retrouvé dans un autre milieu. Il serait intéressant d'observer ses limites de variation.

2. La biologie de *T. solidum* a été étudiée de façon approfondie par BACK, VAN DUYL et SYBESMA. Une étude de même type pour *T. cyanophorum* pourrait mettre en évidence des différences éventuelles dans la croissance, l'émission des larves, le comportement des têtards, le taux de reproduction, etc.

3. KOTT (1982 : 120), dans un article à propos de la symbiose entre les Didemnidae et les algues dans le Pacifique Ouest, indique « *T. solidum* > *T. cyanophorum* » mais ne précise pas davantage sa position quant à la valeur des espèces à son sens.

4. Des analyses biochimiques des colonies ont été entreprises ainsi que l'étude des algues symbiotes. Les résultats permettront peut-être d'aider à résoudre ce problème taxonomique.

A notre sens il s'agit ici soit d'une spéciation en cours, soit d'une spéciation récente. Le terme parfois commode d'espèce jumelle ne peut s'appliquer ici puisque les deux formes sont tout à fait reconnaissables à l'état vivant. Une expérimentation sur les ascidies est toujours difficile car ces animaux survivent très peu en aquarium, mais la transplantation croisée de *T. solidum* à proximité immédiate des *T. cyanophorum*, et inversement, devrait être réalisable et pourrait très utilement contribuer à résoudre le problème systématique posé.

***Trididemnum cyanophorum* Lafargue et Duclaux, 1979**

(Pl. 1 D)

STATION : Ilet Pigeon, de 8 à 40 m (abondance maximum entre 20 et 30 m).

La description originale de l'espèce et la figuration sont suffisantes et il n'est pas nécessaire d'y revenir ici. Les discussions systématiques et les restrictions quant à la validité de l'espèce sont données à propos de *Trididemnum solidum*.

Les colonies vertes de petite taille identifiées *T. cyanophorum* en 1983 devant Sainte-Anne et à la Pointe du Carénage sont à placer dans l'espèce *T. solidum* puisque *T. solidum* a bien été retrouvé en abondance en Guadeloupe et comparé à l'exemplaire-type.

***Didemnum calliginosum* n. sp.**

(Fig. 2 A, B, C ; pl. 1 C)

STATIONS : Ports de plaisance de Rivière Sens, 2 m, et de Saint-François, 2 m.

TYPE : MNHN A2 DID-C 67.

Les colonies sont encroûtantes, molles, de forme irrégulière mais ne dépassent pas quelques centimètres d'envergure ; leur épaisseur est de 2 à 3 mm pour les plus petites et peut atteindre 1 cm quand les colonies deviennent plus grandes, lobées et repliées sur elles-mêmes. La coloration est terne, allant du gris au noir, parfois violet foncé ; elle s'atténue après conservation. Les spicules sont petits (pl. 1 C), peu abondants et irrégulièrement répartis, ce qui provoque des marbrures plus claires sur les colonies. Le pigment sombre est lui beaucoup plus uniformément disposé. L'aspect des colonies est tout à fait semblable à celui de *Didemnum cineraceum* (Sluiter, 1898), aussi bien en ce qui concerne la couleur que l'épaisseur ou la consistance. Nous n'avons pas observé la répartition des orifices cloacaux, difficiles à discerner des déchirures accidentelles de la tunique. Les zoïdes sont très faciles à extraire. Les canaux cloacaux sont difficilement repérables dans la masse gélatineuse des colonies ; ils s'étendent dans la couche située à la base des thorax et contiennent de nombreuses larves.

Les zoïdes sont disposés en une seule couche et serrés les uns contre les autres. Le siphon buccal est court, à six lobes peu profonds. Le siphon cloacal forme une très large ouverture découvrant une grande partie de la branchie (fig. 2 A, B). Il n'y a pas de languette cloacale. Les organes thoraciques latéraux sont proches de l'endostyle au niveau du troisième rang de stigmates et saillants (fig. 2 A). La branchie compte quatre rangs de stigmates difficiles à compter, mais avec environ dix stigmates de chaque côté pour le deuxième rang.

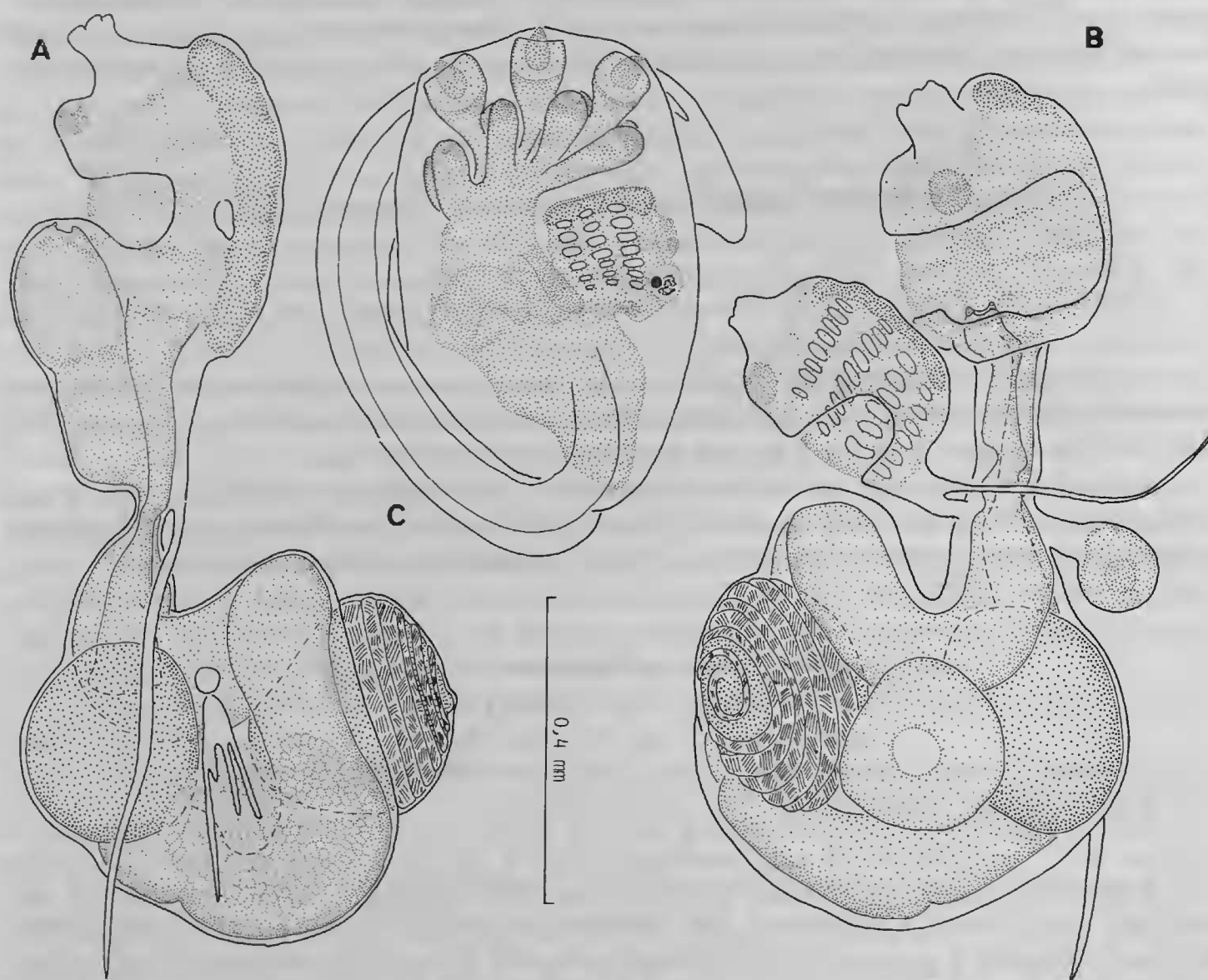


FIG. 2. — *Didemnum calliginosum* n. sp. : A et B, zoïde ; C, larve.

Le pédoneule œsophago-rectal est large, plus ou moins long selon l'état des zoïdes. L'appendice fixateur, souvent plus long que l'abdomen, s'insère au milieu du pédoneule œsophago-rectal c'est-à-dire nettement au-dessous du thorax (fig. 2 A, B). Les zoïdes présentent à la fois des bourgeons, des gonades et des larves mûres.

L'abdomen est nettement plus volumineux que le thorax (fig. 2 A, B). Le tube digestif a un large diamètre sur toute sa longueur. L'estomac est à peu près sphérique, l'intestin ne présente pas de régions bien marquées, la boucle intestinale est repliée sur elle-même.

Du côté gauche de l'intestin une structure glandulaire en forme de croissant est nettement individualisée (fig. 2 A).

Le testicule unique, sphérique ou lenticulaire, peut aussi s'allonger un peu dans la boucle intestinale (fig. 2 A, B). Le nombre de tours du spermiducte varie entre six et sept. L'ovaire est situé entre le testicule et l'estomac ; il y a un seul gros ovocyte à la fois (fig. 2 B).

Les larves (fig. 2 C) sont de petite taille (600 μ m pour le tronc). La branchie y est déjà bien développée avec trois rangs de stigmates. Elles possèdent oelle et otolithe. Les trois papilles adhésives sont grosses et bordées par quatre papilles épidermiques de chaque côté. La queue ne fait pas un tour complet de la larve (fig. 2 C).

Cette espèce ressemble énormément à *Didemnum cineraceum* (voir MONNIOT, 1983), par l'aspect des colonies, leur consistance, leur couleur, la forme et la taille des spicules et leur faible abondance dans la colonie. Les zoïdes sont également très semblables avec une large ouverture cloacale, un organe thoracique latéral placé de façon similaire, un long appendice fixateur inséré en position basse et un gros testicule lenticulaire. Seule, la larve diffère par le nombre de papilles épidermiques plus élevé chez *D. cineraceum* et surtout la présence d'un bourgeon.

Des ressemblances existent aussi avec *D. perlucidum* mais les colonies de cette espèce sont plus minces et de couleur claire. Les spicules ont une structure différente. Les zoïdes diffèrent par la structure des organes thoraciques latéraux, les proportions respectives du thorax et de l'abdomen et la forme des diverses parties du tube digestif. La larve, par contre, est très semblable à celle de *D. calliginosum*.

Polysyncraton louminae n. sp.

(Fig. 3 A, B, C, D ; pl. I E)

STATIONS : Est du Sec à Cabrit, 3 m ; devant Petit Bourg, 3 m.

TYPE : MNHN A2 Pol 16.

L'espèce se présente sous forme de grandes plaques encroûtantes, cassantes, ayant au plus 5 mm d'épaisseur, la plus grande longueur pouvant atteindre 30 cm. Les colonies se trouvent sous le corail mort à l'abri de la lumière. La couleur générale est grise, avec des plages plus ou moins foncées. Elle est due à des mouchetures noires formées par des accumulations de cellules pigmentaires à la surface de la colonie. Les pigments sont très dispersés ou absents dans les autres parties de l'animal. En dehors de la couleur, l'aspect et la consistance des colonies rappellent *Trididemnum solidum*. Les spicules sont denses dans toute l'épaisseur de la colonie (pl. I E).

Les orifices cloacaux communs sont peu nombreux, irrégulièrement dispersés, de petite taille, plus ou moins lobés. Les zoïdes sont perpendiculaires à la surface de la colonie et très denses.

Les siphons buccaux sont de grande taille (fig. 3 A, B) par rapport au thorax. Ce caractère est dû à l'épaisseur relativement grande de la couche tunicale superficielle. Le siphon cloacal est énorme (fig. 3 A) ; la totalité de la branchie est à découvert dans le vaste système de canaux cloacaux développé autour du thorax. La languette cloacale a une lon-

gueur variable selon l'emplacement des zoïdes : elle peut être courte et arrondie (fig. 3 A), longue et terminée en spatule, ou encore plus grande et élargie à son extrémité en deux lobes (fig. 3 B).

Les organes thoraciques latéraux, de petite taille, sont saillants au niveau du deuxième sinus interstigmatique (fig. 3 A). La branchie est haute et étroite, avec huit stigmates dans chacun des trois premiers rangs, sept dans le quatrième (fig. 3 A).

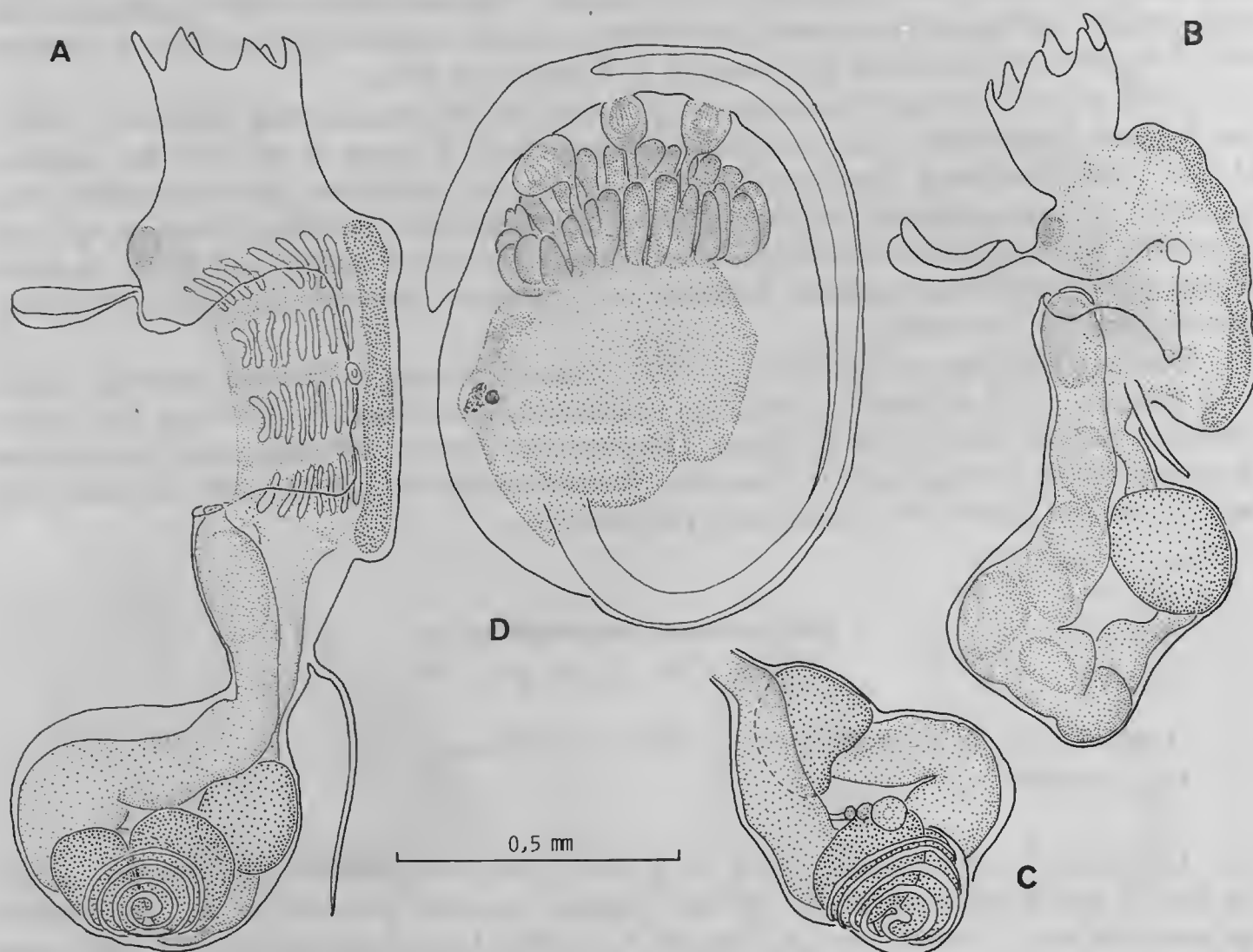


FIG. 3. — *Polysyncraton louminae* n. sp. : A et B, zoïdes ; C, abdomen d'un zoïde avec gonades ; D, larve.

L'appendice fixateur s'insère très bas sur le pédoneule œsophago-rectal (fig. 3 A).

L'abdomen est en général plus petit que le thorax. La boucle digestive comprend un estomac sphérique de petite taille, antérieur et un intestin formant une boucle large, sans régions nettement délimitées (fig. 3 B, C). L'estomac et l'intestin sont colorés en rouge vermillon.

La gonade mâle comprend deux testicules sphériques (fig. 3 A, C), entourés dans leur partie extrême de quatre (de 3 à 5) tours lâches du spermiducte, enroulés dans le sens contraire des aiguilles d'une montre. L'ovaire est situé contre les testicules, du côté interne de la boucle intestinale (fig. 3 C). Lorsque les testicules sont très développés et

très serrés l'un contre l'autre, il est extrêmement facile de croire qu'il n'existe en fait qu'un lobule. Seules, des dissections répétées dans certaines parties des colonies ont pu nous confirmer la présence constante de deux lobules.

Les larves sont de grande taille. Le tronc mesure de 0,9 à 1 mm en moyenne. La queue ne décrit pas un tour complet autour du tronc. Les trois papilles adhésives sont larges. Elles sont entourées par de nombreuses papilles en couronne (jusqu'à 12 de chaque côté), certaines en cours de dédoublement (fig. 3 D). Ocelle et otolithe sont présents ; la larve n'est pas gemmipare.

Cette nouvelle espèce se différencie de *Polysyncrator amethysteum* Van Name, 1902, par son grand siphon buccal, par la présence de deux testicules seulement et par l'abondance des papilles épidermiques de la larve disposées en anneau.

L'espèce n'a été récoltée que dans le petit Cul-de-Sac marin, en faciès très battu, sous de gros blocs de corail mort. Elle porte le nom du bateau obligeamment prêté pour faire ces récoltes.

***Diplosoma tritestis* n. sp.**

(Fig. 4 A, B, C, D)

STATIONS : Vieux Fort, 15 m ; Portes d'Enfer, 2 m.

TYPE : MNHN A2 DIP A 28.

Cette nouvelle espèce, à première vue, ne se distingue pas de *Diplosoma listerianum*. Il s'agit de colonies glaireuses à tunique transparente, très lâche, contenant des zoïdes peu denses, fixée au substrat (corail, ascidies simples) par de nombreuses brides tunicales. Les zoïdes possèdent des cellules pigmentaires sombres dans la partie supérieure du thorax et sur le tube digestif, mais l'estomac est orange. La densité des pigments est variable. Il existe aussi des grains pigmentaires moins dispersés dans la tunique. Thorax et abdomen sont sensiblement de même taille et suspendus dans des brides tunicales.

Les six lobes buccaux sont grands, triangulaires, bien individualisés. L'échanerure cloacale ne découvre pas toute la branchie (fig. 4 A). Le manteau contient six fibres musculaires fortes autour du siphon cloacal, ce qui n'a pas permis de compter les stigmates dans chacun des quatre rangs. Le manteau, à la base de l'endostyle, se prolonge en un appendice fixateur aussi long que l'abdomen (fig. 4 A).

L'abdomen est replié sous le thorax. L'œsophage mince donne dans un estomac cylindrique volumineux très antérieur (fig. 4 B, C). Après un post-estomac conique, l'intestin moyen se renfle sur une courte portion (fig. 4 B) ; après une constriction, l'intestin postérieur devient très long et reste épais jusqu'à l'anus dont les deux lèvres sont peu marquées.

La gonade mâle est formée de trois testicules piriformes, disposés en trèfle, qui débouchent dans un spermiducte commun droit (fig. 4 B, C). Ces testicules sont déplacés vers la portion rectale de l'intestin par le développement d'une grosse glande formée d'ampoules serrées les unes contre les autres. Cette structure ressemble aux vésicules d'accumulation des Ascidiidae (fig. 4 C) et à ce qui a été décrit chez *Diplosoma glandulosum* Monniot, 1983.

L'ovaire situé contre le spermiducte contient plusieurs ovocytes en maturation. Les ovocytes grossissent en faisant hernie sur l'abdomen jusqu'à se trouver dans une poche pédonculée. Il est curieux de remarquer que l'ovaire se situe du côté rectal de l'abdomen par rapport au spermiducte.

Les colonies récoltées en août ne contenaient pas de têtards très développés. L'embryon le plus avancé que nous ayons trouvé (fig. 4 D) portait trois ventouses et deux papilles épidermiques. Il n'a pas de bourgeon, mais peut-être est-il trop jeune. Ocelle et otolithe sont présents.

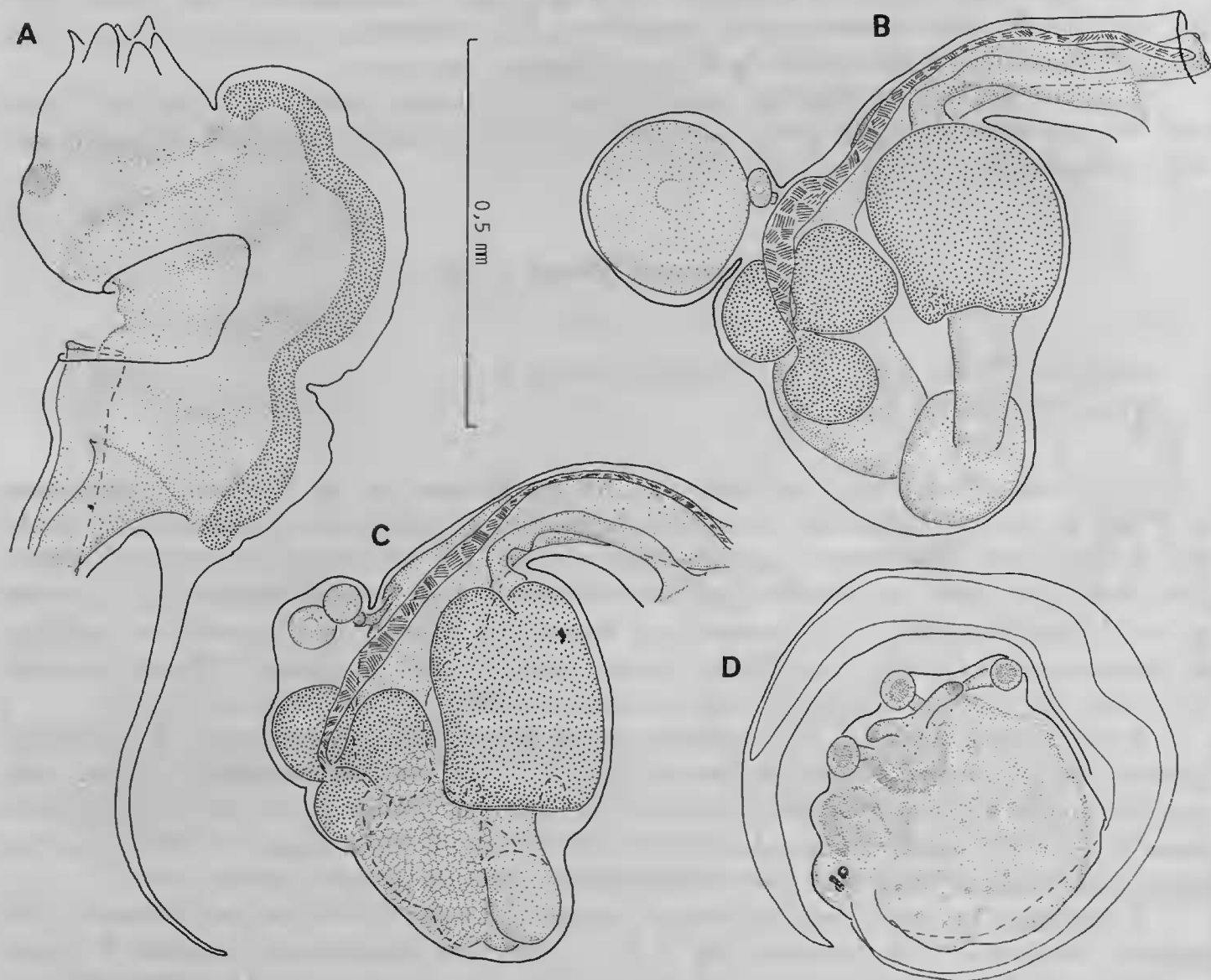


FIG. 4. — *Diplosoma tritestis* n. sp. : A, thorax d'un zoïde ; B, abdomen d'un zoïde avec poche ineubatrice en formation (la glande abdominale n'est pas figurée) ; C, abdomen montrant l'emplacement de la glande abdominale ; D, stade jeune d'une larve.

Cette espèce diffère de tous les *Diplosoma* connus par la présence de trois testicules. Sa ressemblance superficielle avec *Diplosoma listerianum* l'a certainement fait confondre souvent avec cette espèce. La répartition de *D. tritestis* est certainement large aux Antilles puisque les deux stations où elle a été récoltée sont en Guadeloupe au nord de Grande-

Terre et au sud de Basse-Terre, deux stations très éloignées. Il ne s'agit pas d'une espèce importée récemment, les stations de récolte étant éloignées des ports.

La présence en Guadeloupe d'un *Diplosoma* à trois testicules montre bien que ce genre peut contenir des espèces à petit nombre de testicules et à testicules plus nombreux dans les différents océans et à différentes latitudes (KOTT, 1969 ; SLUITER, 1909). Le nombre de testicules chez les *Diplosoma* comme chez les *Polysyncrator-Didemnum* ne peut être utilisé comme critère majeur d'une phylogénie.

***Lissoclinum fragile* (Van Name, 1902) forme *hospes* n. f.**

(Fig. 5 A, B, C ; pl. I F)

TYPE : MNHN A2 Liss 18.

Une seule colonie lobée de plus de dix centimètres dans sa plus grande longueur a été récoltée à l'îlet Pigeon par 20 mètres de profondeur. La colonie avait une couleur brune, due à l'abondance d'algues symbiotes qu'elle contient dans les canaux cloacaux d'une part, et, d'autre part, dans des poches tunicales au niveau de l'abdomen. Enfin, les algues sont très abondantes dans le manteau autour des gonades de chaque zoïde.

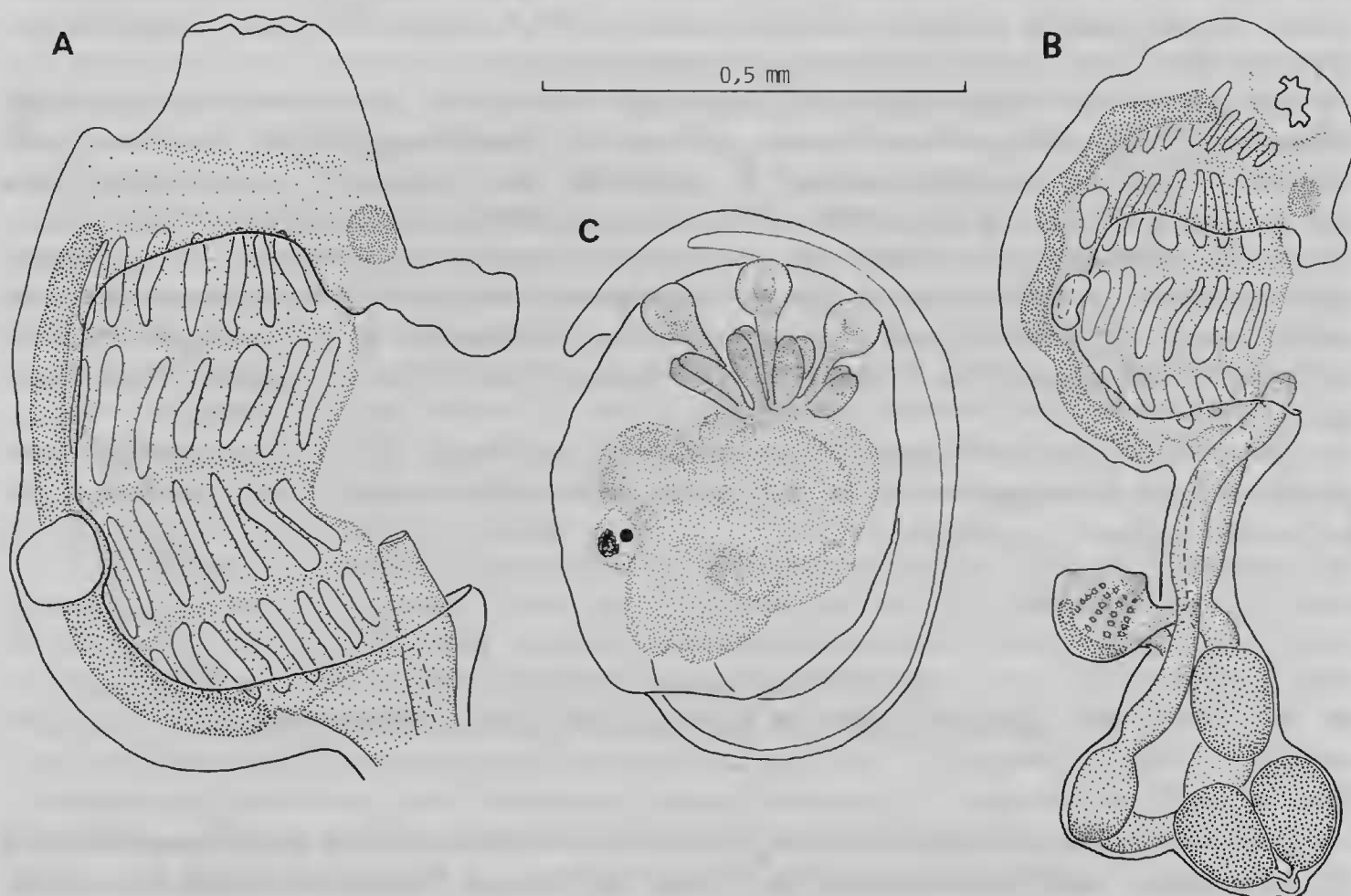


FIG. 5. — *Lissoclinum fragile* forme *hospes* : A, thorax ; B, zoïde (les symbiotes ne sont pas figurés) ; C, larve.

La partie superficielle de la tunique où sont insérés les siphons buccaux et les languettes cloacales ne contient que très peu de spicules (pl. I F). Elle est translucide. La tunique qui enrobe les abdomens jusqu'à la base de la branchie reste molle mais contient des spicules denses de toutes tailles (pl. I F). Cette couche basale est plus épaisse que la hauteur des zoïdes et contient des amas d'organites unicellulaires vert-noir.

Les zoïdes se différencient peu de ceux des *Lissoclinum fragile* récoltés à quelques mètres de profondeur seulement. Le thorax est moins allongé, plus trapu (fig. 5 A). La languette cloacale a une forme de spatule mais reste courte (fig. 5 A, B). L'organe thoracique latéral est arrondi, d'un diamètre inférieur à la longueur d'un stigmate et situé un peu au-dessous du deuxième sinus interstigmatique (fig. 5 A, B). L'anus est libre dans la cavité cloacale et souvent bilabié. Le pédoncule œsophago-rectal est large mais pas très long ; il porte des bourgeons mais pas d'appendice fixateur (fig. 5 B). L'abdomen est nettement plus petit que le thorax. La boucle digestive est simple, non tordue sur elle-même, mais peut être repliée sous le thorax. L'estomac ovoïde est peu volumineux. L'intestin présente trois renflements dont les limites ne sont pas nettes (fig. 5 B). L'ensemble de l'abdomen contient de nombreux organites unicellulaires vert bronze ou brun foncé, très denses surtout autour des gonades et qui ne sont pas des xanthelles.

Les deux testicules piriformes (fig. 5 B) sont invisibles si la masse de cellules algales n'a pas été enlevée par dissection. Les ovocytes qui se développent en faisant saillie à l'extérieur de l'abdomen sont eux aussi entourés d'algues denses qui persistent pendant tout le développement embryonnaire. Les têtards à l'éclosion sont entourés sous leur épiderme d'une couche unistratifiée d'algues unicellulaires.

En dehors des cellules algales superficielles, la structure de la larve est tout à fait semblable à celle des spécimens moins profonds de *Lissoclinum fragile*. Avec une seule colonie il n'est pas possible d'étudier la variabilité des caractères morphologiques. Les spicules (pl. I F) sont un peu différents, mais il est certain que la présence d'algues symbiotes dans l'animal peut modifier la composition chimique de la tunique et par conséquent la forme des spicules. Nous laissons donc pour le moment les deux formes dans une même espèce. Il est vrai aussi que la répartition cosmopolite de *L. fragile* montre que cette espèce est susceptible d'adaptations diverses, d'où l'existence possible de plusieurs formes.

Cette colonie brune rappelle les colonies de *Lissoclinum fragile* pigmentées de brun, présentes dans la mangrove de l'île Fajou (MONNIOT, 1983) mais qui ne possédaient pas les mêmes organites symbiotes.

II. TAXONOMIE SPÉCIFIQUE ET ORGANISMES UNICELLULAIRES SYMBIOTES

De nombreuses Didemnidae hébergent des algues symbiotes en Guadeloupe. Ce sont des organismes unicellulaires procaryotes pour la plupart, à pigments verts ou rouges, diversement répartis selon les animaux. Leur présence est souvent facultative (algues vertes à la surface de certains *Lissoclinum* et *Didemnum*), mais elle peut devenir constante

chez quelques espèces (*Trididemnum palmae*, *T. cyanophorum*, *T. solidum*). Quand la symbiose est réalisée de façon permanente, la densité des algues dans la tunique de l'hôte reste pourtant variable selon les colonies et les diverses parties d'une même colonie, comme cela a été signalé dans les descriptions spécifiques.

D'autres organismes unicellulaires, qui ne semblent pas être des Procyanophytes, peuvent également s'associer en symbiontes à l'espèce *Lissoclinum fragile* forme *hospes*, mais cette fois ils envahissent les tissus de l'hôte. Plusieurs types d'organismes unicellulaires peuvent envahir une même colonie hôte, en même temps. J'ai constaté au cours de quelques dissections la présence d'une couche d'algues unicellulaires vertes à la surface des colonies, des organismes verts et d'autres bruns dans la tunique superficielle et des cellules vert-noir en amas dans la couche basale des colonies.

La présence d'algues symbiotes contribue à augmenter les difficultés taxonomiques dans la famille des Didemnidae. Il est certain que le métabolisme des algues influe sur le métabolisme des hôtes (LEWIN et PARDY, 1981 ; PARDY et LEWIN, 1981 ; JOHNS *et al.*, 1981). Les changements qui surviennent dans le milieu intérieur des ascidies peuvent affecter plusieurs organes dont la tunique, sa composition, sa consistance et par conséquent l'abondance, la forme des spicules qu'elle contient (MONNIOT F., 1970). Les modifications de la tunique peuvent également avoir une influence sur la disposition des zoïdes au moment du bourgeonnement et pendant leur croissance, sur le développement des canaux cloacaux, de l'appendice fixateur, etc.

Dans les stations différentes, même très proches, il est difficile d'attribuer à une espèce ou seulement à une forme écologique les variations de couleur, de forme, de taille, de consistance d'une Didemnidae. Seule, une expérimentation pourrait aider à résoudre ce problème, mais les symbiontes sont difficiles à garder au laboratoire. Cette question est celle que je me pose à propos de la validité de l'espèce *T. cyanophorum* par rapport à *T. solidum*.

Toutes les Didemnidae qui hébergent des symbiontes dans leur colonie n'ont pas forcément de tels organismes dans leur larve. Pour les Didemnidae dont les larves possèdent des algues symbiotes, celles-ci sont toujours placées sous le chorion, mais dans une couche très superficielle. Elles ne s'enfoncent pas entre les organes embryonnaires et, à la métamorphose, ces organites sont rejetés à l'extérieur des zoïdes, dans la tunique commune.

Chez la forme de *Lissoclinum* décrite ici, les symbiontes sont présents dans les zoïdes entre les gonades et le tube digestif et autour des bourgeons, mais il n'est pas possible de dire si cette position provient de la structure larvaire ou si la colonisation est secondaire, puisque je n'ai récolté qu'une colonie.

La présence d'algues symbiotes semble n'avoir aucun rapport avec la phylogénie des animaux. Elles ont été signalées dans tous les grands genres de Didemnidae (KOTT, 1982), soit en surface des colonies, soit dans les canaux cloacaux, soit encore dans la tunique. Des organismes ressemblant aux Procyanophytes ont été décrits dans l'ascidie *Ciona intestinalis* par DE LEO et PATRICOLO, 1980. On peut trouver étrange de rencontrer chez les Prochordés des organismes supposés aussi primitifs que les « Prochloron ». Cette symbiose entre algues et ascidies a pu se réaliser à plusieurs époques de l'évolution des deux groupes d'organismes. Elle a pu rester durable une fois établie ou bien être apparue à plusieurs reprises, de façon discontinue au cours des périodes géologiques. Aucune preuve paléontologique ne peut être apportée puisque les tissus des Didemnidae n'ont jamais été signalés à l'état fossile.

Ce même type d'association avec des algues Procyanophytes existe aussi chez les éponges (VACELET, 1971) considérées comme des métazoaires plésiomorphes. Il serait intéressant de rechercher si une même algue peut vivre à la fois dans une éponge et dans une Didemnidae. Il est possible que des Prochlorophytes existent en dehors d'une association avec des animaux, peut-être dans des sécrétions muqueuses.

Il n'a pas encore été possible de dire si dans les trois *Trididemnum* décrits ici les algues symbiotes appartiennent aux mêmes espèces ou non. Des études en microscopie électronique sont en cours (G. DUCLAUX); elles devraient permettre de savoir s'il existe une spécificité des symbiotes.

Une approche biochimique est également tentée pour comparer *T. cyanophorum*, *T. solidum* et *T. palmae*. Des extraits à l'acétate d'éthyle de colonies lyophilisées ont été comparés en chromatographie. Des différences très faibles apparaissent entre *T. solidum* et *T. cyanophorum* et faibles mais un peu plus nettes entre les deux premières espèces et *T. palmae* (M. GUYOT, comm. pers.). Des études plus poussées sont en cours et devraient déterminer si les différences observées sont dues aux symbiotes ou aux ascidies elles-mêmes, les algues ne pouvant être extraites des tuniques pour une analyse directe.

III. ESPÈCES JUMELLES ?

J'ai signalé dans la description de *Didemnum calliginosum*, ci-dessus, sa très grande ressemblance avec *D. cineraceum*. Les espèces sont tellement proches qu'en l'absence de larves il est pratiquement impossible de les reconnaître, la variabilité intraspécifique étant du même ordre que les variations observées d'une espèce à l'autre. Les deux espèces sont sympatriques, ce qui est un argument supplémentaire pour les séparer. Enfin, les périodes de reproduction ne coïncident pas. Ceci pourrait faire considérer les deux *Didemnum* comme des espèces jumelles. Ce terme n'est pas vraiment utilisable puisque la morphologie des larves diffère. Dans la plupart des publications faisant mention d'espèces jumelles, seuls les adultes sont considérés. Il y a certes un problème de définition. Le terme d'espèces « jumelles » n'a pas de valeur systématique à mon sens mais il permet au moins d'attirer l'attention des taxonomistes; BERNARDI (1980 : 382) a bien montré comment on pouvait utiliser ce terme. VAN SOEST (1975) pose le problème de la spéciation sympatrique des Salpes (Tuniciers pélagiques) et signale que les « variétés ou sous-espèces » décrites sont le plus souvent de vraies espèces; il n'emploie pas le terme d'espèces jumelles. Les exemples étant peu fréquents dans la littérature pour les animaux marins, j'ai pensé qu'il était bon d'en citer un ici.

D. cineraceum et *D. calliginosum* sont très proches : tous les caractères morphologiques des colonies adultes sont les mêmes ainsi que tous les caractères anatomiques des zoïdes, siphons, branchie, tube digestif, gonades, etc. Cependant, quand les larves sont présentes dans les colonies, leur examen montre qu'elles sont nettement différentes. Chez *D. cineraceum* (MONNIOT, 1983, fig. 7 C), la larve est gemmipare et possède au moins six papilles épidermiques de chaque côté des trois papilles adhésives. Chez *D. calliginosum*, la larve n'est pas gemmipare et n'a que quatre papilles de chaque côté des « ventouses » (fig. 2 C).

Il semble alors normal de se demander si les deux espèces sont des espèces sœurs ou s'il s'agit de la convergence de deux formes paraphylétiques.

Les possibilités de modifications anatomiques au cours de l'évolution dans le genre *Didemnum* peuvent porter sur plusieurs caractères : cellules pigmentaires et spicules dans la tunique, nombre de perforations branchiales, emplacement des organes thoraciques latéraux, longueur et insertion de l'appendice fixateur, forme de l'ouverture cloacale, nombre de testicules et de tours du spermiducte, etc. L'identité de tous les caractères, dont les petites variations interspécifiques ne sont pas plus grandes que les variations intraspécifiques, fait penser que la parenté des deux formes ne peut être éloignée. Mais puisque la structure des larves semble contredire cette hypothèse, il est nécessaire d'envisager la valeur phylogénique des caractères ontogéniques qui diffèrent.

1 — La multiplication des papilles épidermiques autour des papilles adhésives

Ce caractère est sujet à des variations dans une même espèce et dans une même colonie. La plupart des espèces de *Didemnum* ont comme *D. calliginosum* quatre papilles de chaque côté. Chez ces espèces, exceptionnellement, on voit apparaître un dédoublement d'une ou plusieurs de ces papilles. Chez *Didemnum cineraceum*, les quatre papilles peuvent se dédoubler, ou bien deux ou trois seulement, parfois une seule, cela dans une même colonie. Cela montre que le caractère est génétiquement mal fixé.

Ces papilles ne représentent de toutes façons qu'un organe tout à fait transitoire puisqu'elles disparaissent à la métamorphose et ont apparu tardivement au cours du développement de l'embryon. Il me semble donc difficile d'accorder aux papilles épidermiques larvaires une valeur taxonomique supraspécifique.

2 — La gemmiparité des larves

Dans une même espèce de Didemnidae, il est vrai que l'oozoïde commence à bourgeonner à un stade qui est toujours le même, soit chez le têtard avant son émission dans l'eau de mer, soit immédiatement après la fixation sur le substrat. Le bourgeon peut apparaître selon les espèces avant ou après la différenciation complète des organes de l'oozoïde. Le comportement de la larve n'a pas de rapport avec l'organogénèse. Il arrive que la larve se développe au contact de la colonie mère sans stade nageur.

Par contre, j'attache plus d'importance au rapport entre le début du bourgeonnement et l'état de différenciation des organes de l'oozoïde. Si le bourgeonnement se produit quand la branchie est déjà bien développée et perforée, et le tube digestif différencié, celui-ci est tout à fait équivalent au bourgeonnement ultérieur des blastozoïdes. C'est cette situation qui existe chez *D. cineraceum* et *D. calliginosum*. Par contre, chez d'autres Didemnidae il y a une accélération du développement, les bourgeons apparaissent (et parfois nombreux) alors que le tube digestif de l'oozoïde n'est pas encore différencié (par exemple *Polysyncraton canetense* : voir LAFARGUE, 1975, fig. 5, certains *Diplosoma*). Cette fois il y a une condensation du développement qui pourrait être considérée comme une stade évolutif plus avancé.

Chez *D. cineraceum*, le premier blastozoïde apparaît avant la métamorphose, mais cette accélération du développement est indépendante du mécanisme même de la fixation sur le support ou de la régression de la queue du têtard. De toutes façons le bourgeon

apparaît à partir d'un oozoïde bien formé et différencié, la régression des organes transitoires restant indépendante.

Le bourgeonnement précoce ne me semble donc pas avoir une importance réelle sur la suite du développement de la colonie. Il ne doit donc pas être décisif pour évaluer un degré de parenté.

Il n'est pas possible de vérifier si les espèces sont potentiellement interfécondes. On remarque seulement :

— que les deux espèces sont sympatriques : *D. cineraceum* est largement réparti tout autour de la Guadeloupe et dans les ports, *D. calliginosum* n'a été trouvé que dans les ports, donc un habitat très protégé et riche en éléments nutritifs ;

— que la période de reproduction sexuée des deux espèces ne coïncide pas.

Ces deux arguments n'apportent aucune information sur la parenté plus ou moins proche des deux espèces.

En conclusion ce sont les caractères anatomiques identiques des adultes qui priment et me font considérer *D. cineraceum* et *D. calliginosum* comme des espèces sœurs.

IV. REMARQUES SUR LE GENRE *POLYSYNCRATON* ET SES RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES

Le genre *Polysyncraton* est très mal défini car en réalité il ne possède aucun caractère qui lui soit propre. Il a été créé par NOTT (1892) pour une espèce néozélandaise mais aucune diagnose de genre n'a été précisée. NOTT (1892 : 328) insiste sur la présence de quatre rangs de stigmates, d'une languette cloacale, d'un spermiducte spiralé, de spicules étoilés et d'un siphon buccal à six lobes, en remarquant que ce sont tous des caractères du genre « *Leptoclinum* » (devenu *Didemnum*). Seul, le testicule multilobé justifie la création du genre.

Conscient de la faiblesse des arguments permettant de conserver le genre *Polysyncraton*, VAN NAME, en 1921 et 1945, en fait un sous-genre du genre *Didemnum*.

Par la suite, tous les auteurs ont repris *Polysyncraton* en tant que genre, mais sans préciser de diagnose, pour des espèces ayant à la fois deux lobules testiculaires ou plus et une languette cloacale présente ; les autres caractères étant ceux des *Didemnum*. C'est en suivant cette « habitude » que je place *P. louminae* dans le genre *Polysyncraton*. Il s'agit ici d'une facilité de classement et non d'un taxon dont la monophylie a été discutée. Je n'accorde pas de valeur réelle à ce genre ; en voici les raisons :

— pour la morphologie du thorax, rien ne permet vraiment d'isoler les genres *Didemnum* et *Polysyncraton* : les deux contiennent des espèces dont les canaux cloacaux sont larges et qui ont des zoïdes à très grand siphon cloacal, ce qui est le cas de *P. louminae* n. sp. mais également de *Didemnum conchyliatum*, *D. perlucidum* ou encore des *Lissoclinum* et *Diplosoma* ; une languette cloacale équivalente à celle de *P. louminae* est présente chez

Didemnum ligulum (comme chez *Lissoclinum fragile*), ces exemples étant pris en Guadeloupe même.

— pour les gonades, la situation est la même : le spermiducte est enroulé en un nombre variable de spires selon les espèces, autour de lobules testiculaires en nombre tout aussi variable. Chez les *Didemnum* avec un testicule, il arrive de trouver quelques zoïdes avec deux lobules ou un lobule partiellement divisé. Les *Didemnum* à deux testicules existent : par exemple *D. duplicatum* en Guadeloupe. Dans d'autres genres, *Diplosoma* par exemple, il peut y avoir un ou deux testicules (jusqu'à huit chez *P. antarcticum* Kott, 1969, et *D. multifidum* (Sluiter, 1909)), les espèces à un ou deux testicules étant les plus nombreuses. Les *Lissoclinum* ont aussi un nombre variable de testicules selon les espèces. Tous les caractères morphologiques présents chez *Didemnum* le sont aussi chez *Polysyncraton* qui n'est défini que par une combinaison particulière choisie arbitrairement.

Les larves ne permettent pas de mieux caractériser les deux genres. En effet, dans les deux genres il existe des espèces à oozoïde simple et d'autres à larves gemmipares. Une discussion sur la validité de ce caractère a d'ailleurs été donnée à propos de *Didemnum calliginosum*. Les oozoïdes des *Didemnum* comme des *Polysyncraton* ont trois rangs de stigmates seulement, le quatrième rang n'apparaissant que chez les blastozoïdes, tout au moins chez toutes les espèces où ils ont été décrits ou figurés. Ce caractère est très important pour différencier les *Polysyncraton* des *Leptoclinides* qui ont également plusieurs testicules, un spermiducte spiralé et quatre rangs de stigmates chez les blastozoïdes, mais toujours aussi quatre rangs de stigmates chez les oozoïdes (BREWIN, 1958 : 450 ; MILLAR, 1975 : 238 ; KOTT, 1962 : 289 ; MONNIOT, 1983 : 18). Ce caractère ontogénique permet de dire que les *Lissoclinum* forment une lignée évolutive distincte de celle des *Didemnum-Polysyncraton*.

La présence d'un siphon cloacal tubulaire chez les *Leptoclinides* ne les rapproche pas vraiment des *Trididemnum*. Il est certain que tous les oozoïdes et les bourgeons au début de leur développement ont un siphon cloacal étroit, tubulaire, dans tous les genres, ce qui suggère qu'il s'agit d'un caractère primitif. Mais *L. latus* Monniot, 1983, avec ses deux types de zoïdes, les uns à large échancrure et languette cloacale, les autres à siphon tubulaire, montre que la potentialité d'un large siphon cloacal existe aussi chez les *Leptoclinides*.

Il n'est donc pas possible à mon sens d'envisager une évolution linéaire des Didemnidae selon LAFARGUE et LAUBIER (1980), c'est-à-dire *Trididemnum* → *Didemnum* → *Polysyncraton* → *Lissoclinum*. Leur opinion sur la non-validité du genre *Leptoclinides* (p. 24) ne peut pas non plus être retenue.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Le premier article de la série « Ascidies littorales de Guadeloupe » (MONNIOT F., 1983) contenait une bibliographie concernant les Didemnidae. Les titres qui y figurent ne sont pas répétés ici.

BERNARDI, G., 1980. — Les catégories taxonomiques de la systématique évolutive. In : Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. III. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **40** : 373-425.

BREWIN, B. I., 1958. — Ascidians of New Zealand. Part XII : Ascidians of the Hauraki gulf part III. *Trans. R. Soc. N. Z.*, **85** (3) : 455-458.

- DE LEO, G., & E. PATRICOLO, 1980. — Blue-green algalike cells associated with the tunic of *Ciona intestinalis* L. *Cell Tissue Res.*, **212** : 91-98.
- JOHNS, R. B., P. D. NICHOLS, F. T. GILLMAN, G. J. PERRY & J. K. VOLKMAN, 1981. — Lipid composition of a symbiotic Prochlorophyte in relation to its host. *Comp. Biochem. Physiol.*, B, **69** (4) : 843-849.
- KOTT, P., 1962. — The ascidians of Australia. III. Aplousobranchiata Lahille : Didemnidae Giard. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, **13** (3) : 265-334.
- 1969. — Antarctic Ascidacea. *Antarct. Res. Ser.*, **13** : 1-239.
- 1982. — Didemnid-algal symbioses : host species in the western Pacific with notes on the symbiosis. *Micronesica*, **18** (1) : 95-127.
- LEWIN, R. A., & R. L. PARDY, 1981. — Photosynthetic activity of Prochloron and translocation of metabolites to its ascidian host. *Phycologia*, **20** (2) : 109.
- MILLAR, R. H., 1975. — Ascidians from the Indo-West Pacific region in the zoological Museum, Copenhagen (Tunicata, Ascidacea). *Steenstrupia*, **3** (20) : 205-336.
- MONNIOT, F., 1970. — Les spicules chez les tuniciers Aplousobranchés. *Archs Zool. exp. gén.*, **111** : 303-311.
- 1983. — Ascidies littorales de Guadeloupe : 1. Didemnidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **5**, A, (1) : 5-49.
- NOTT, J. T., 1892. — On the composite ascidians of the North Shore Reef. *Trans. zool. N. Z.* : 305-334.
- PARDY, R. L., & R. A. LEWIN, 1981. — Colonial ascidians with Prochlorophyte symbionts. Evidence for translocation of metabolites from alga to host. *Bull. mar. Sci.*, **31** (4) : 817-823.
- SLUITER, C. Ph., 1909. — Die Tunicaten der Siboga-Expedition. II. Die Merosomen Ascidien. *Siboga Exped.*, **56** B : 1-112.
- VACELET, J., 1971. — Étude en microscopie électronique de l'association entre une Cyanophycée Chroococcale et une éponge du g. *Verongia*. *J. Microbiol.*, **12** : 363-380.
- VAN SOEST, R. W. M., 1975. — Zoogeography and speciation in the Salpidae (Tunicata, Thaliacea). *Beaufortia*, **23** (307) : 181-215.
- WILKINSON, C. R., 1980. — Cyanobacteria symbiotic in marine sponges. *Proc. int. colloquium endosymbiosis cell. Res. Tübingen*.

PLANCHE I

Spicules (échelle = 15 μ m) : A, *Trididemnum palmae* n. sp. ; B, *Trididemnum solidum* (Van Name, 1902) ; C, *Didemnum calliginosum* n. sp. ; D, *Trididemnum cyanophorum* Lafargue et Duclaux, 1979 ; E, *Polysyncraton louminae* n. sp. ; F, *Lissoclinum fragile* (Van Name, 1902) forme *hospes* n. f.

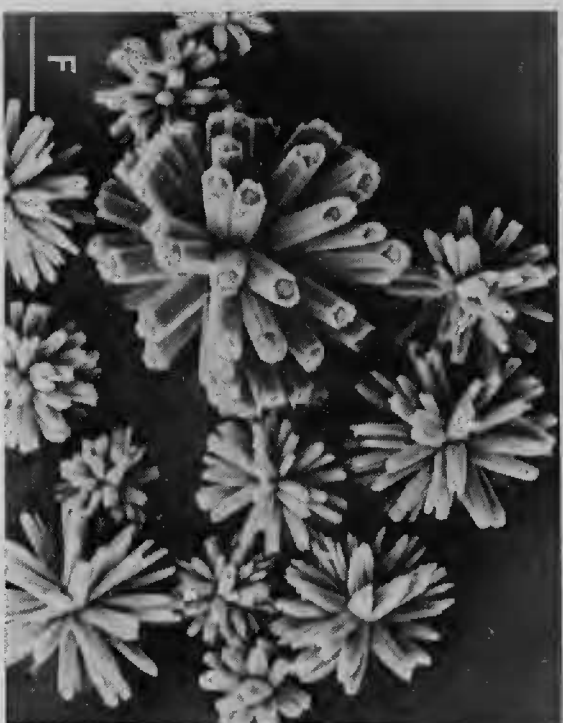
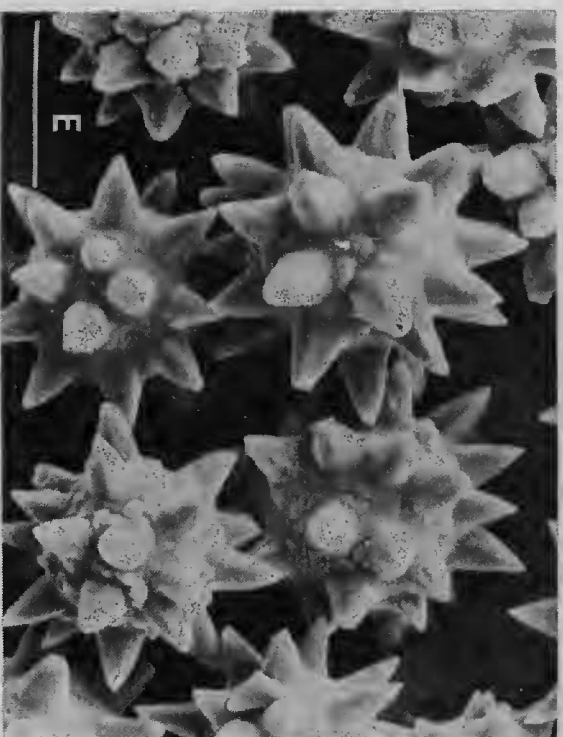
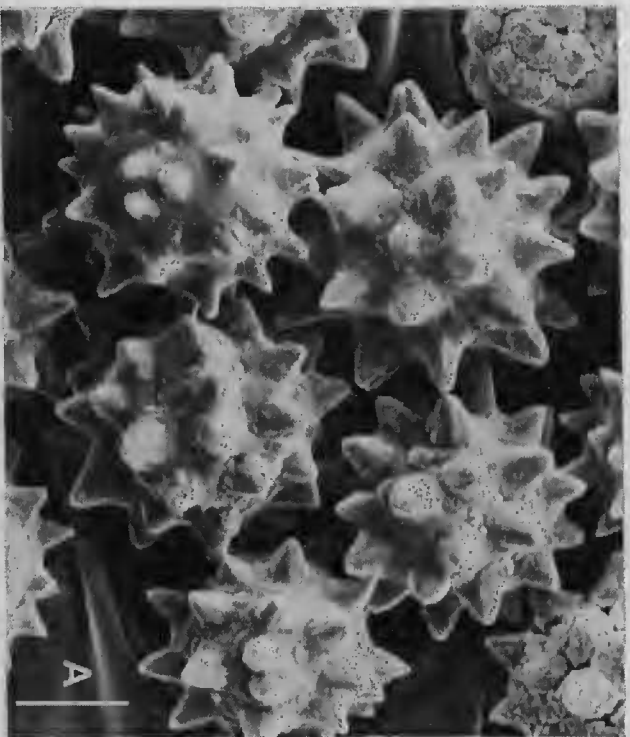


PLANCHE I

